Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981
section B, *Adansonia*, n° 1 : 37-55.

Pandanus kariangensis (sect. *Martellidendron*), une espèce nouvelle de Madagascar

K.-L. Huynh

Résumé : Une espèce nouvelle de *Pandanus* malgache (*P. kariangensis*), appartenant à la section *Martellidendron*, est décrite. Elle a une fleur mâle particulière. Des caractères nouveaux sont mis en évidence dans cette section, entre autres : présence d'onglets staminoïdes à l'apex de la colonne staminifère ; ovaire rudimentaire toujours 1-loculaire ; pollen lisse, allongé, à pore de position variable le long de l'axe longitudinal, à tectum perforé. Une étude comparative est faite entre les espèces de la section. Une sous-section nouvelle est établie pour *P. kariangensis*.

Summary : A new species of *Pandanus* sect. *Martellidendron* (*P. kariangensis*) from Madagascar is described. It has a peculiar male flower. New characters of the section are noted, especially the following : existence of staminoid processes in the apex of the staminiferous column ; abortive ovary always 1-celled ; pollen smooth, elongate, with a pore variable in position along the longer axis, and a perforate tectum. A comparative study between the species of the section is done. A new sub-section is established for *P. kariangensis*.

Kim-Lang Huynh, Institut de Botanique de l'Université, 2000 Neuchâtel 7, Suisse.

Les *Pandanus* de Madagascar se caractérisent par un endémisme très poussé, en ce qui concerne les espèces et les groupes infragénériques. Un grand nombre de sections, en effet, sont propres à cette île (Stone, 1974 *a* ; Huynh, 1979), parmi lesquelles la section *Martellidendron* est probablement la plus particulière. Décrite en 1951 par Pichi-Sermolli (*in* Martelli & Pichi-Sermolli, 1951), elle est caractérisée surtout par une drupe biloculaire à loges séparées par une mince cloison fibreuse, à carpelles soudés jusqu'en haut et à aire apicale étroite portant deux stigmates semi-orbiculaires et étroitement opposés l'un à l'autre, et par une fleur mâle formée d'une colonne portant à son apex un grand nombre d'étamines disposées en plusieurs cercles concentriques et très serrés autour d'un gynécée rudimentaire à deux styles. Un gynécée rudimentaire s'observe parfois aussi sur la fleur mâle du *P. palustris* Balf. f. et du *P. barklyi* Balf. f. (Vaughan & Wiehe, 1953), deux espèces mauriciennes. Toutefois, c'est dans la seule section *Martellidendron* qu'il constitue un caractère normal de la fleur mâle. D'autres caractères contribuent à une délimitation naturelle de la section : 1) présence d'une sorte de périanthe rudimentaire formé d'onglets staminoïdes autour des étamines (fig. 1 et 37), caractère nouveau de la section et vraisemblablement unique dans le genre *Pandanus* ; 2) filets staminaux pellucides, sauf

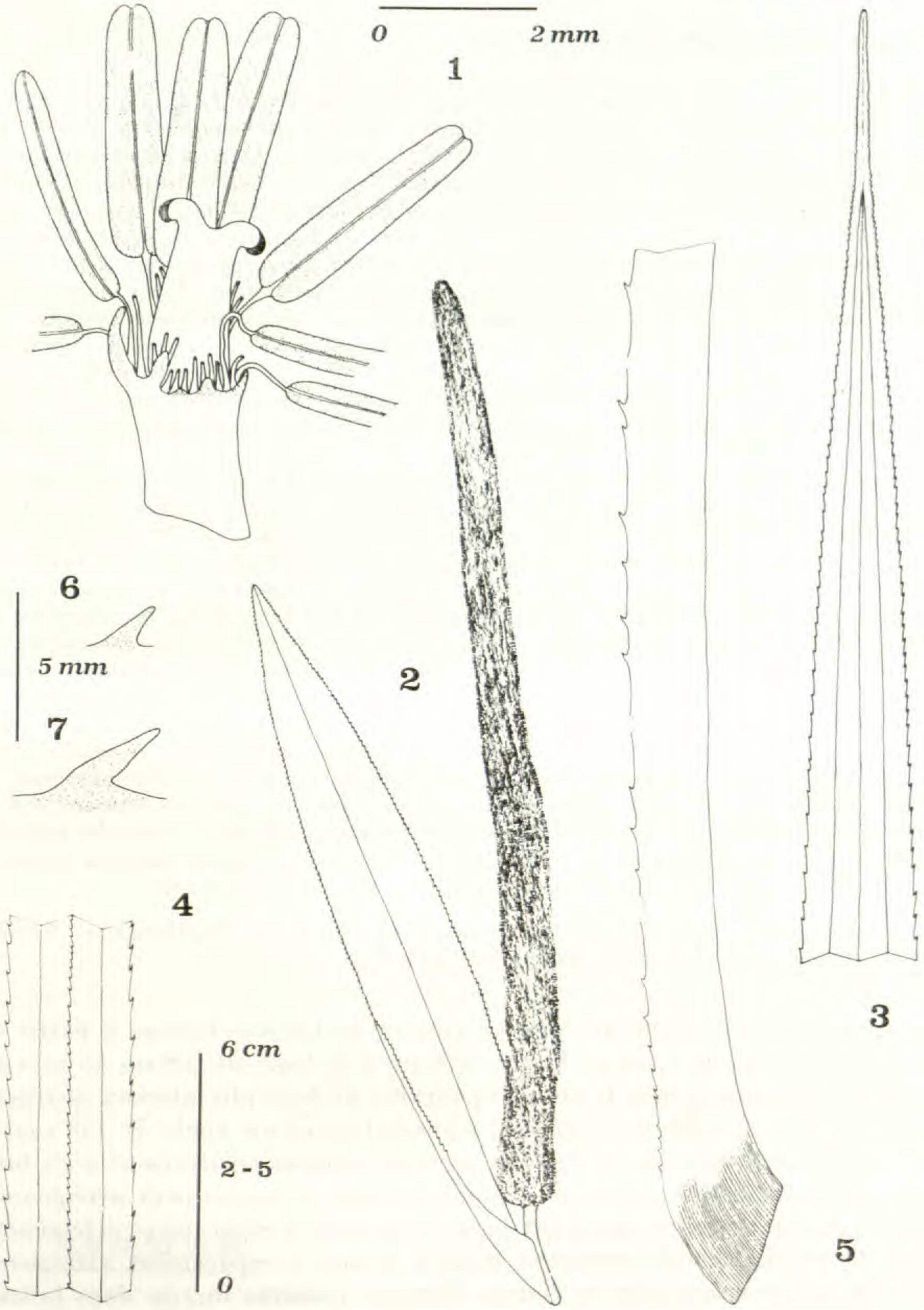
Date de publication : 30.06.1981.

dans la partie basale où ils sont bruns (sur le matériel sec), ornés de fines arêtes longitudinales qui sont autant de replis de la cuticule (fig. 48) — deux caractères nouveaux de la section — ; ces filets sont très minces, mais visiblement épaissis à la base (fig. 10, 11, 14-17) ; 3) étamines très nombreuses, à anthères faiblement mucronées ou non mucronées ; 4) spathes de l'inflorescence mâle lancéolées ; 5) épis mâles très longs (dépassant même 30 cm) ; 6) feuilles progressivement et insensiblement rétrécies à partir du niveau moyen ; 7) port arborescent à ramifications plus ou moins dichotomiques et à inflorescences terminales (Guillaumet, 1973).

D'autres caractères indiquent aussi le bien-fondé de la section *Martellidendron*. Sur le plan pollinique, le *P. androcephalanthos* Martelli, le *P. hermaphroditus* Martelli et la nouvelle espèce, qui sont les seuls dont la fleur mâle est connue dans la section, possèdent un pollen très caractéristique. Ce sont des grains lisses, fortement allongés, où le pore a une position variable entre les deux extrémités du grand axe (fig. 30 et 49). Dans ce genre, le pollen est généralement échinulé, aux deux axes faiblement inégaux, et le pore est situé presque toujours à une extrémité du grand axe. Seules quelques sections possèdent un pollen lisse et fortement allongé (Huynh, non publié) ; toutefois, le pore y occupe invariablement une extrémité du grand axe, à l'exception de la seule section *Martellidendron* où il peut être à n'importe quel point entre les extrémités du grand axe, sur une étroite zone allongée (de la face distale) touchant presque l'équateur (fig. 30, 31). (On peut avoir une idée de cette variation en considérant les grains de pollen éparpillés sur la bordure du stigmate dans la fig. 38 et en les comparant avec ceux portés par les fig. 30, 31 et 49 : un de ces grains se présente en haut et à gauche par une grande face avec le pore au centre ; quatre autres, à droite et en bas, présentent une petite face avec le pore au centre). La microscopie électronique à balayage (*MeB*) accentue encore la particularité de ce pollen. La surface de son tectum, en effet, n'est pas complète comme c'est généralement le cas dans ce genre (Asplund, 1973 ; Huynh, 1980 et non publié), mais présente de très denses perforations (fig. 52-54). Cette uniformité pollinique de la section *Martellidendron* confirme la valeur taxonomique du pollen dans ce genre déjà mise en évidence chez d'autres sections (Huynh, 1980).

Du point de vue anatomique (voir Huynh, 1979 : 339-340), la section *Martellidendron* possède une feuille où le tissu spongieux adaxial, en particulier, est dépourvu de fibres ou très pauvre en fibres, et se compose de groupes de cellules isolés dans la première couche de cellules du chlorenchyme adaxial, ou tout au plus d'une seule couche de cellules. Un tel tissu spongieux adaxial est très peu fréquent parmi les espèces malgaches.

La section *Martellidendron* compte jusqu'à ce jour trois espèces : *P. androcephalanthos* Martelli (plante femelle et plante mâle connues), *P. hermaphroditus* Martelli (plante mâle seule connue) et *P. cruciatus* Pichi-Serm. (plante femelle seule connue). La première espèce a été signalée dans le Domaine du Sambirano (Martelli & Pichi-Sermolli, 1951 : 28), puis dans le Domaine du Centre (Stone, 1970 : 615) et dans le Domaine Oriental (Stone, 1974 *b* : 550) ; les deux autres, dans le Domaine du Centre et dans le Domaine Oriental (Martelli & Pichi-Sermolli, 1951 : 33-34). Au cours d'une visite au Muséum de Paris en janvier 1980, nous avons trouvé parmi les *Pandanus* non déterminés de Madagascar l'échantillon *Decary 5655* qui s'est révélé être une espèce particulière et encore inconnue de cette section :



Pl. 1. — **Pandanus kariangensis** Huynh (*Decary 5655*) : **1**, fleur mâle (stigmates en noir ; anthères et onglets staminoïdes en grisé) × 10 ; **2**, épi mâle et spathe × 0,5 ; **3**, face adaxiale de la fraction terminale de la feuille × 0,5 ; **4**, face abaxiale d'une fraction de la moitié supérieure de la feuille × 0,5 (l'extrémité supérieure est à 26 cm de l'apex) ; **5**, face abaxiale de la fraction basale de la feuille pliée en deux × 0,5 ; **6**, **7**, épines marginales respectivement dans la partie moyenne et dans la partie basale de la feuille, chacune parmi les plus grandes de sa zone × 3,8.

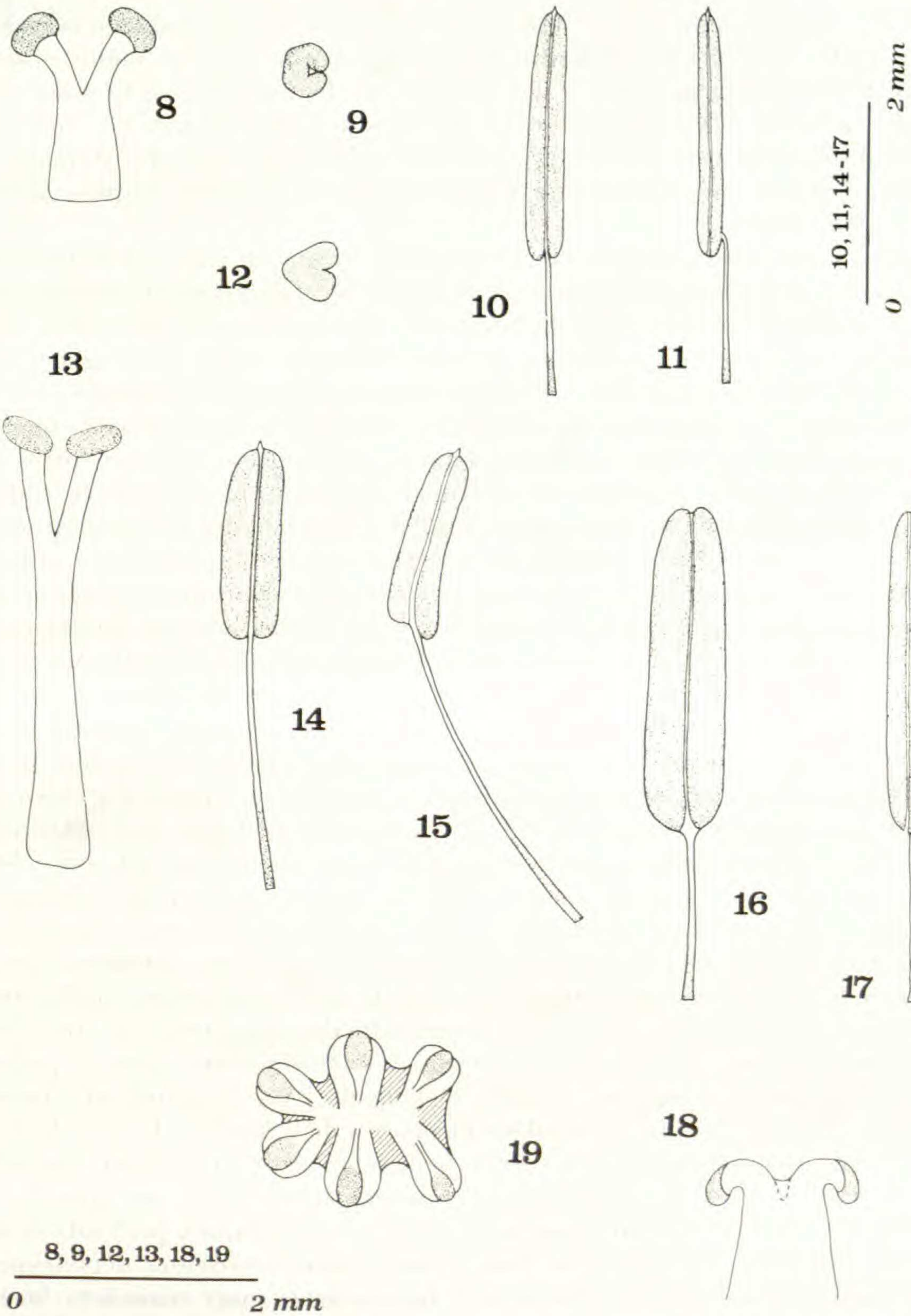
Pandanus kariangensis Huynh, *sp. nov.*

Arbor ad 5 m alta, stipite a medio radices longas emittente. Folia 1,5-2 m longa, basi 6 cm lata, in medio 3,8 cm lata, flexibilia, a medio usque ad apicem biplicata-canaliculata (plicis inermibus) et sensim attenuata, marginibus sub angulo 14° infra caudam 5 cm longam convergentibus. Margines a basi usque ad apicem dentibus toto atrobrunneis armati ; in parte basali dentibus ad 4,5 mm longis, ad 21 mm inter se separatis ; in parte media dentibus ad 2,8 mm longis, ad 13 mm inter se separatis ; in parte apicali dentibus ad 2 mm longis, ad 7 mm inter se separatis ; in cauda dentibus minutis densisque. Costa media in dimidio infero inermis, in supero usque ad apicem denticulata dentibus atrobrunneis generaliter densioribus brevioribusque quam marginum. Venæ longitudinales basi circiter 96, in medio circiter 84 ; in partibus apicali mediaque omnes perspicue visibiles in ambabus paginis ; in parte basali omnes perspicue visibiles in pagina adaxiali (= ventrali), in pagina abaxiali perspicue visibiles in dimidio prope margines, plus minusve obscuræ in dimidio prope costam mediam. Venæ transversales in partibus apicali mediaque omnes visibiles in ambabus paginis ; in parte basali omnes visibiles in pagina adaxiali, in pagina abaxiali visibiles in dimidio prope margines, plus minusve obscuræ in dimidio prope costam mediam.

Spicæ masculæ ad 25 cm longæ, basi 1,5 cm latæ, in medio 1,2 cm latæ, a basi usque ad apicem sensim leviter attenuatæ, pedunculo ad 3 cm longo prolongatæ. Spathæ fertiles lanceolatæ, ad 40 cm longæ, 5,7 cm latæ, dentibus leviter brunneis ; marginibus sub angulo ad 37° convergentibus, a apice usque fere ad basim minute denticulatis ; costa media in dimidio infero inermi, in supero denticulata dentibus tam densis validisque quam marginum. Flores masculi uno (raro 2) gynoecio rudimentario centrali præditi. Columna staminifera 0-2,4 mm longa, 1,6 mm lata, recta, in margine prominente apicis circum stamina ungues staminoides ferens ; unguibus staminoidibus generaliter lanceolatis, apicem versus curvatis ; staminibus circiter 35, generaliter in 2 cyclis dense dispositis ; antheris albidis, 3,5 mm longis, basi 0,8 mm latis, apicem versus sensim leviter attenuatis, apice retusis ; filamentis filiformibus, ad 1,7 mm longis, in medio 0,05 mm latis, liberis, raro 2-fasciculatis, basi apiceque leviter dilatatis, in parte infera brunneis, in supera pellucidis ; polline lævi, elongato (circiter 25 × 16 × 15 µm). Gynoecium rudimentarium 2,4 mm longum, generaliter 2-stigmaticum (interdum 4- vel 3-, raro 1- vel 6-stigmaticum) ; stylis apicem versus valde divergentibus, curvatis, 0,8 mm longis, 0,3 mm latis, basi « membrana » tenui 0,2 mm alti concatenatis, axe spicæ masculæ generaliter æqui-distantibus (in gynoeciis 2-stigmaticis) ; stigmatibus brunneis, ellipticis, paulum crassis ; papillis stigmaticis tantum in superficie supera apicis stylorum sitis. Cætera ignota.

Type : *Decary 5655*, Madagascar, Est, Karianga, Pointe de Farafangana (feuille, spathes d'inflorescence et épis ♂), 5.10.1926 (holo-, P! ; iso-, P!).

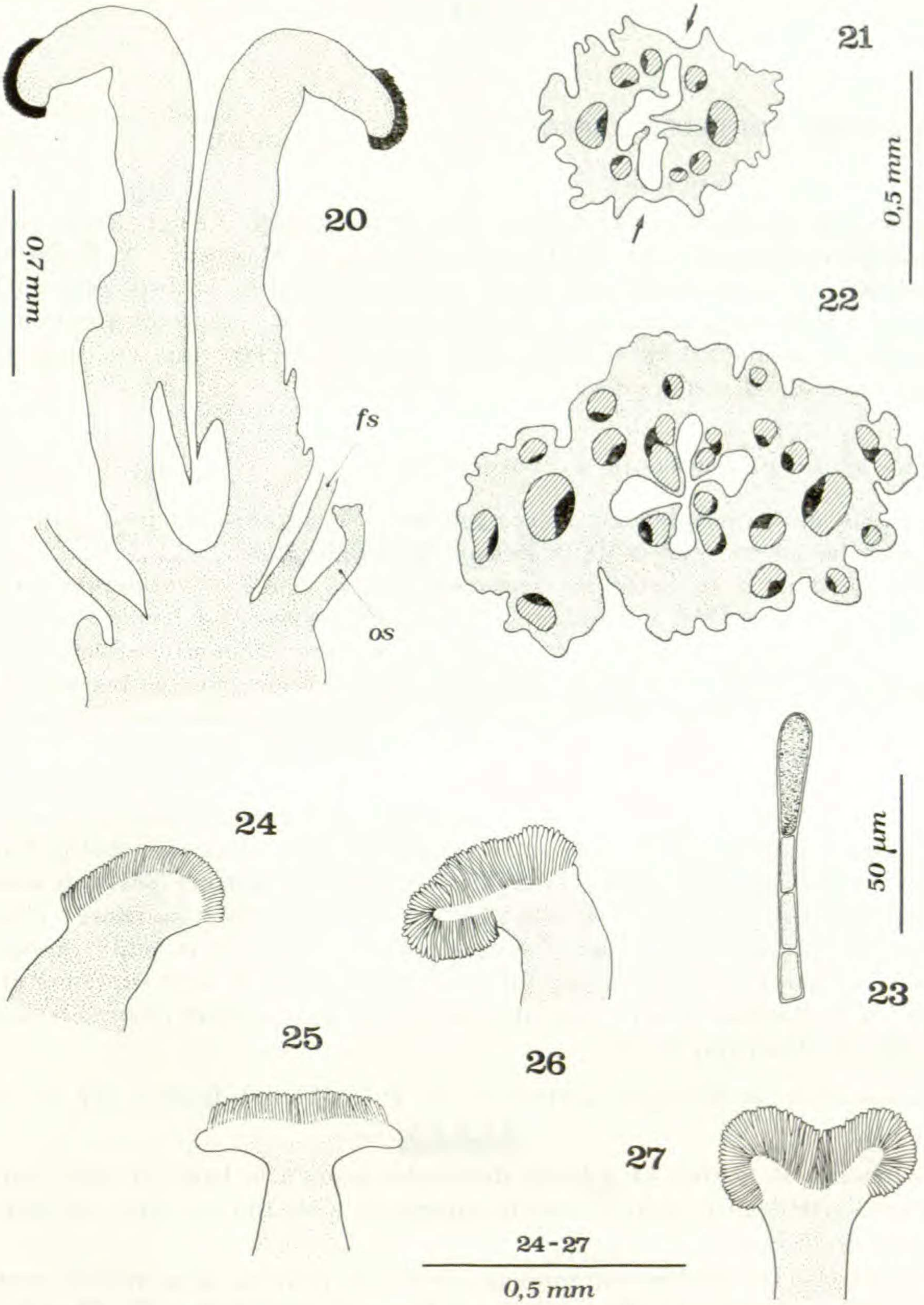
Arbre jusqu'à 5 m de hauteur, à tronc pourvu de longues racines à partir du niveau moyen. *Feuilles* longues de 1,5-2 m, larges de 6 cm à la base, de 3,8 cm au niveau moyen, souples, entre le niveau moyen et le sommet pourvues de deux plis latéraux inermes en forme de canalicules et insensiblement rétrécies, à bords faisant un angle de 14° sous la queue longue de 5 cm. Bords armés de la base au sommet d'épines entièrement d'un brun foncé ; épines dans la partie basale mesurant jusqu'à 4,5 mm, à espacement atteignant 21 mm ; épines dans la partie moyenne mesurant jusqu'à 2,8 mm, à espacement atteignant 13 mm ; épines dans la partie apicale mesurant jusqu'à 2 mm, à espacement atteignant 7 mm ; épines dans la queue minuscules et denses. Nervure médiane inerme dans la moitié inférieure, armée dans la moitié supérieure d'épines brun foncé, généralement plus denses et plus courtes que celles de la marge. Veines longitudinales environ 96 à la base, environ 84 au niveau moyen, toutes clairement visibles aux deux faces dans les parties apicale et moyenne ; dans la partie basale toutes clairement visibles à la face adaxiale, à la face abaxiale clairement visibles dans la moitié du côté des bords, plus ou moins obscures dans



Pl. 2. — **8-11** : **Pandanus androcephalanthos** Martelli (*Perrier 10936*) ; **12-15** : **P. hermaphroditus** Martelli (*Perrier 11010*) ; **16-19** : **P. kariangensis** Huynh (*Decary 5655*). — **8**, **13**, **18**, gynécées rudimentaires à 2 styles × 15 (stigmates en grisé ; sur 18, la ligne discontinue délimite la « membrane » interstylaire) ; **9**, **12**, stigmates de gynécées rudimentaires × 15 ; **10**, **14**, **16**, étamines à anthère vue par la face dorsale × 13 ; **11**, **15**, **17**, étamines à anthère vue par une face latérale × 13 ; **19**, gynécée rudimentaire à 6 styles × 15 (stigmates en pointillé ; « membranes » interstylaires en hachures).

celle du côté de la nervure médiane. Veines transversales toutes visibles aux deux faces dans les parties apicale et moyenne ; dans la partie basale toutes visibles à la face adaxiale, à la face abaxiale visibles dans la moitié du côté des bords, plus ou moins obscures dans celle du côté de la nervure médiane. Face abaxiale des feuilles clairement zonée au microscope ; cellules polaires des stomates ornées de trois papilles simples (= non ramifiées), dont deux sont orientées vers l'ostiole ; papilles des cellules latérales des stomates orientées vers l'ostiole ; cellules non-stomatiques toutes ornées de papilles simples, généralement disposées en une rangée.

Épis mâles mesurant jusqu'à 25 cm de longueur, larges de 1,5 cm à la base, de 1,2 cm au niveau moyen, de la base au sommet insensiblement et légèrement rétrécis, pédonculés (à pédoncule mesurant jusqu'à 3 cm de longueur). Spathes fertiles lancéolées, dépourvues de plis latéraux en forme de canalicules, mesurant jusqu'à 40 cm de longueur, 5,7 cm de largeur, à épines légèrement brunes ; à bords formant un angle atteignant 37°, finement denticulés du sommet jusque presque à la base ; nervure médiane inerme dans la moitié inférieure, armée dans la moitié supérieure d'épines aussi denses et aussi fortes que celles de la marge. Fleurs mâles pourvues au centre de 1 (rarement 2) gynécée rudimentaire. Colonne staminifère longue de 0-2,4 mm, large de 1,6 mm, droite, portant des onglets staminoïdes sur la bordure proéminente du sommet autour des étamines ; onglets staminoïdes généralement lancéolés, recourbés vers le sommet, pourvus de stomates et de papilles (= stomates papilliformes, à chambre sous-stomatique située non pas au-dessous — mais au-dessus ! — de l'épiderme) et de cellules raphidophores grandes et brillantes (si observées dans l'eau) ; stomates des onglets staminoïdes distribués sur les deux faces, cependant généralement plus denses à la face abaxiale qu'à la face adaxiale ; papilles des onglets staminoïdes distribuées partout, mais généralement plus denses au sommet que dans la partie inférieure ; cellules épidermiques des onglets staminoïdes ornées d'arêtes cuticulaires généralement transversales ; environ 35 étamines, disposées de façon dense généralement en 2 cercles ; anthères blanchâtres, longues de 3,5 mm, larges de 0,8 mm à la base, légèrement et insensiblement rétrécies vers le sommet, rétuses au sommet, jamais mucronées, pourvues de stomates entre les loges polliniques ; filets staminaux filiformes, mesurant jusqu'à 1,7 mm de longueur, 0,05 mm de largeur au niveau moyen, libres, rarement fasciculés par deux, élargis à la base et au sommet, bruns dans la partie inférieure, pellucides dans la partie supérieure, ornés d'arêtes cuticulaires longitudinales, dépourvus de stomates ; pollen lisse, allongé (mesurant environ $25 \times 16 \times 15$ µm), à tectum perforé ; pore du pollen unique, situé près de l'équateur, à position variable le long de l'axe longitudinal. Gynécée rudimentaire aplati, long de 2,4 mm, généralement pourvu de 2 (parfois de 4 ou de 3, rarement de 1 ou de 6) stigmates, toujours 1-loculaire (à loge ouverte au sommet, imparfaitement cloisonnée dans les deux tiers supérieurs), orientant généralement une grande face latérale vers l'axe de l'épi mâle ; ovaire pourvu de sillons longitudinaux profonds et de cellules raphidophores brillantes (si observées dans l'eau) ; paroi ovarienne dépourvue d'arêtes cuticulaires longitudinales non seulement à la face externe mais aussi à la face interne ; styles vers le sommet fortement divergents, recourbés, longs de 0,8 mm, larges de 0,3 mm, soudés à la base par une « membrane » mince haute de 0,2 mm, non vasculaire, non fibreuse, généralement équidistants de l'axe de l'épi mâle s'ils sont deux ; paroi des styles ornée d'arêtes cuticulaires longitudinales ; stigmates bruns, elliptiques, peu épais ; papilles stigmatiques situées seulement à la face supérieure du sommet des styles. Le reste est inconnu.



Pl. 3. — **20-25** : **Pandanus kariangensis** Huynh (*Decary 5655*) ; **26-27** : **P. androcephalanthos** Martelli (*Perrier 10936*). — **20**, coupe longitudinale de gynécée rudimentaire à 2 styles × 34 (*fs* : filet staminal ; *os* : onglet staminoïde) ; **21**, **22**, coupes transversales de styles et d'ovaire de gynécées rudimentaires à 2 styles × 54 (faisceaux conducteurs en noir ; sclérenchymes en grisé ; les flèches indiquent les « membranes » interstylaires) ; **23**, papille stigmatique × 400 ; **24**, **26**, coupes de l'apex du style droit et du style gauche (cf. 20 et 8) passant par le plan de symétrie du style × 67 ; **25**, **27**, coupes d'apex de styles passant par le centre du stigmate et perpendiculaires à sa surface et au plan de symétrie du style × 67.

IDENTITÉ DE LA NOUVELLE ESPÈCE

La fleur mâle de *Decary 5655* indique sans équivoque qu'il s'agit d'une espèce de la section *Martellidendron* au sens de Pichi-Sermolli (*in* Martelli & Pichi-Sermolli, 1951). Toutefois, est-ce la plante mâle du *P. cruciatus* ? Peut-on la distinguer du *P. androcephalanthos* et du *P. hermaphroditus* ? Il n'est pas inutile de poser ces questions, car certains botanistes comme Stone (1974 *b* : 550) supposent même que ces trois taxons ne forment qu'une seule et même espèce.

I. Données de la morphologie macroscopique

Sur le plan de la morphologie macroscopique, *P. kariangensis* peut, sans problème, être distingué des autres espèces de la section *Martellidendron*.

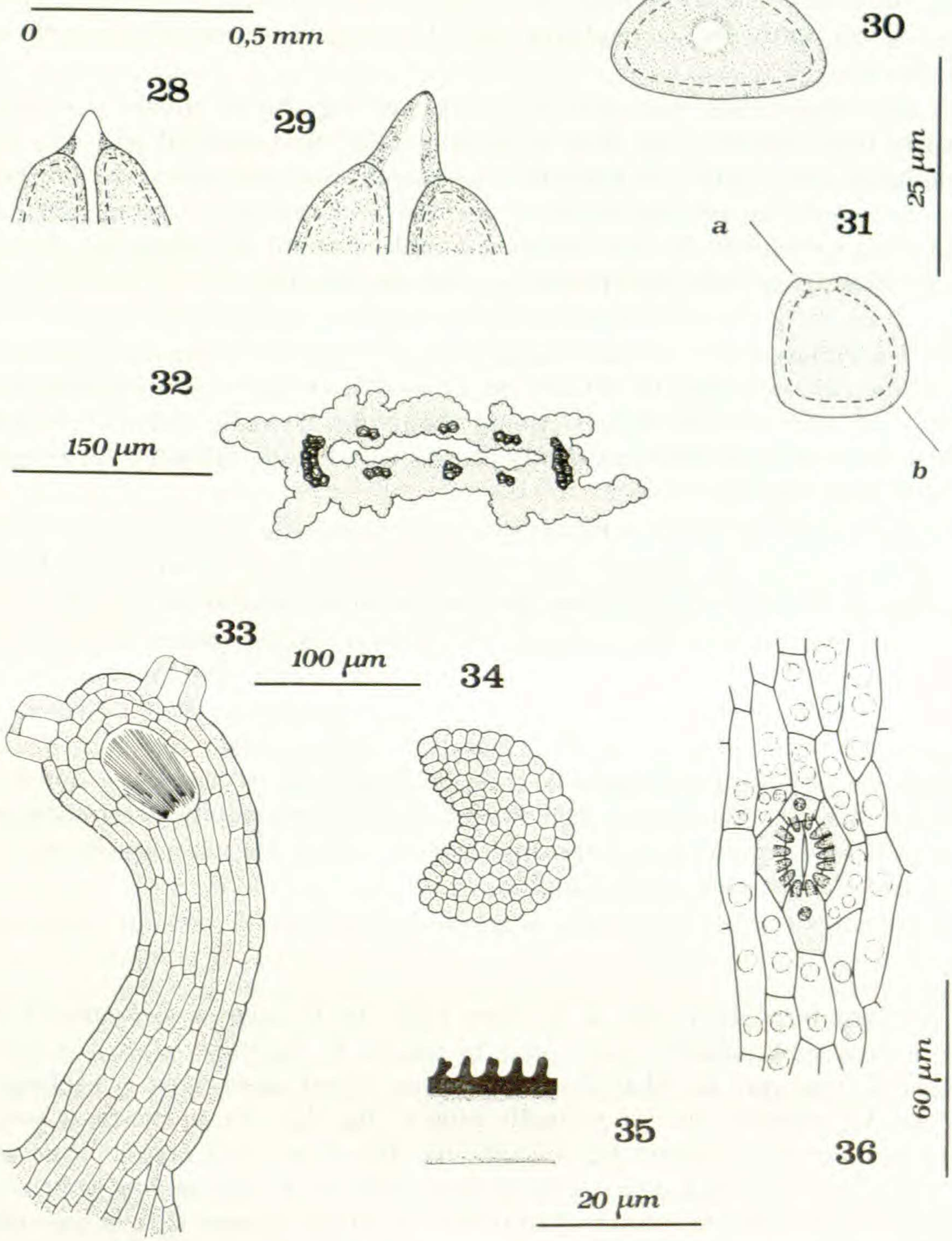
Du *P. cruciatus*, il se distingue clairement par sa feuille. Considérons par exemple le spécimen *Guillaumet 3851*, qui est rapporté à cette espèce : La feuille y est coriace (et non : flexible). Les deux plis latéraux ne sont pas visibles (et non : visibles) dans la moitié supérieure de la feuille. Les épines marginales sont 2-3 fois plus petites, et ont la même couleur que le limbe (à l'état sec) ou sont brunes seulement au sommet (et non : entièrement d'un brun foncé). Les épines de la nervure médiane ont virtuellement le même espacement (et non : un espacement 2-3 fois plus petit : fig. 4) que les épines marginales. Les veines transversales du limbe sont toutes invisibles sur les deux faces (et non : presque partout visibles, aussi bien à la face adaxiale qu'à la face abaxiale). Enfin, l'angle apical est très visiblement plus petit ; sa faible envergure ne permet pas une mensuration précise ; cependant on peut en avoir une idée par la comparaison suivante : chez la nouvelle espèce, la distance entre l'apex et le niveau où la largeur de la feuille mesure environ 11 mm — ce niveau correspond à peu près à la limite entre le tiers supérieur et les deux autres tiers de la fraction foliaire présentée sur la fig. 3 — mesure environ 8 cm ; chez *P. cruciatus*, elle est d'environ 36 cm.

P. kariangensis se distingue nettement du *P. androcephalanthos* par les caractères suivants :

— La feuille est flexible et à bords denticulés jusqu'à la base (et non : coriace et à bords denticulés seulement dans la moitié supérieure avec tout au plus un petit nombre d'épines près de la base).

— La colonne staminifère est toujours droite et pourvue d'un rebord vertical toujours très visible à l'apex, qui affecte ainsi une forme de cupule (fig. 37). Chez le *P. androcephalanthos*, par contre, elle est flexueuse ; de plus un tel rebord y fait défaut : cette absence est illustrée par la fig. 12-L *in* Stone (1974 *a* : 482), qui représente une colonne staminifère de cette espèce et qui correspond tout à fait à la réalité.

— Les anthères sont beaucoup plus larges (comparer fig. 16 avec fig. 10) et, surtout, sont rétuses (fig. 40). Dans ce genre, les anthères sont généralement mucronées (fig. 43) ; seules quelques rares espèces du Pacifique, semble-t-il, possèdent des anthères rétuses :



Pl. 4. — **28**, **32** : **Pandanus androcephalanthos** Martelli (*Perrier 10936*) ; **29** : **P. hermaphroditus** Martelli (*Perrier 11010*) ; **30**, **31**, **33-36** : **P. kariangensis** Huynh (*Decary 5655*). — **28**, **29**, parties supérieures d'anthères × 54 (assise mécanique en grisé) ; **30**, **31**, pollen × 1066 (*ab* : plan équatorial) ; **32**, coupe transversale d'ovaire de gynécée rudimentaire à 2 styles × 160 ; **33**, **34**, coupes longitudinale et transversale d'onglets staminoïdes × 200 (sur 33, noter les deux stomates papilliformes et la grande cellule raphidophore) ; **35**, coupe transversale de cellule épidermique d'onglet staminoïde × 1000 ; **36**, face abaxiale de feuille × 400 (cellules polaires et cellules latérales du stomate entièrement en grisé).

P. decus-montium Stone (archipel de Salomon) (subg. *Kurzia* sect. *Decora*) et *P. polycephalus* Lam. (de la Malaisie à l'archipel de Salomon) (subg. *Kurzia* sect. *Jeanneretia*). Aussi, la présence de ces anthères particulières chez la nouvelle espèce l'isole-t-elle parmi les *Pandanus* africains.

— Les filets staminaux sont épaissis au sommet (fig. 16) et, quand l'étamine est vue par une petite face latérale, sont dans le prolongement du connectif (fig. 17). Chez le *P. androcephalanthos*, par contre, ils font dans ces conditions une inflexion par rapport au connectif à un niveau un peu au-dessus de la base de l'anthère, et ressortent par la face dorsale (fig. 11), c'est-à-dire la face opposée à celle où sont les fentes de déhiscence de l'anthère ; de plus, ils ne sont pas épaissis au sommet (fig. 10).

— Les styles du gynécée rudimentaire sont toujours palmés à la base — à peu près comme chez les Palmipèdes —, étant soudés à la base par une sorte de « membrane » non vasculaire et non fibreuse (fig. 18, 19, 21, 39, 41 et 42), et sont recourbés à la partie supérieure où ils font entre eux un angle toujours obtus (fig. 20 et 37). Chez le *P. androcephalanthos*, par contre, ils sont libres et droits, tandis que l'angle délimité entre eux est toujours un angle aigu (fig. 8).

— Le stigmate du gynécée rudimentaire est presque elliptique avec une petite queue du côté de la base du style, de sorte que l'ensemble a la forme d'une gouttelette (fig. 19, 38 et 39). Chez le *P. androcephalanthos*, par contre, il est réniforme (fig. 9).

— Le tapis des papilles stigmatiques du gynécée rudimentaire est peu développé ; il se confine à la face supérieure de l'apex du style (fig. 37-39), de telle manière que si l'on observe le gynécée rudimentaire par une grande face latérale, on voit toute la paroi latérale de l'apex des styles (fig. 37 et 39). Chez le *P. androcephalanthos*, par contre, on ne voit pas dans ces conditions la paroi latérale de l'apex des styles parce que le stigmate est massif (fig. 8) ; en effet, chez cette espèce, le tapis des papilles stigmatiques couvre non seulement la face supérieure de l'apex du style — comme chez la nouvelle espéce (fig. 24, 25) — mais aussi la face inférieure (fig. 26, 27).

— Les étamines sont de loin moins nombreuses (environ 35 ; et non : dépassant même 100).

Tous ces caractères distinctifs de la fleur mâle du *P. androcephalanthos* à l'égard de la nouvelle espèce sont valables aussi pour le cas du *P. hermaphroditus*, excepté les suivants : D'abord, bien que les filets de ses étamines soient aussi dans le prolongement du connectif (fig. 15) comme chez la nouvelle espèce (fig. 17), les anthères y sont presque deux fois aussi courtes (comparer fig. 14 avec fig. 16) et peuvent être 8-9 fois aussi nombreuses (jusqu'à 300 !) : c'est l'espèce dont la fleur mâle est de loin la plus riche en étamines dans tout le genre. Ensuite, la colonne staminifère est droite comme chez la nouvelle espèce ; elle est cependant beaucoup plus longue (atteignant même 8 mm ; et non : mesurant environ 2,4 mm). En troisième lieu, le stigmate du gynécée rudimentaire a une forme triangulaire (fig. 12), et non elliptique (fig. 19). Enfin, concernant la feuille, l'angle apical a environ la même valeur que chez le *P. cruciatus* (*vide supra*).

II. Données de la morphologie microscopique

a) La micromorphologie foliaire varie considérablement d'une espèce à l'autre dans la section *Martellidendron*, surtout en ce qui concerne l'appareil stomatique de la face abaxiale (Huynh, 1979 : 368-369). Malgré cette variation, qui indique, en particulier, que le *P. androcephalanthos*, le *P. hermaphroditus* et le *P. cruciatus* sont bien distincts, ces trois espèces montrent toutefois un caractère commun : les papilles des cellules polaires de l'appareil stomatique de la face abaxiale sont des papilles ramifiées (classe VI ou V/VI), soit sur tous les stomates (*P. androcephalanthos* et *P. cruciatus*), soit sur un certain pourcentage d'entre eux (*P. hermaphroditus*). (Pour comprendre cette classification stomatique de la feuille du genre *Pandanus*, voir Huynh, 1974 : 198-202).

Chez la nouvelle espèce, cet appareil stomatique est tout à fait différent. Entre autres caractères distinctifs, notons que ses cellules polaires sont toujours pourvues de trois papilles non ramifiées, dont deux sont couchées sur les cellules de garde tandis que l'autre reste verticale (fig. 36). Un tel stomate abaxial, qu'on peut éventuellement classer dans la classe II, est unique parmi les espèces malgaches. Chez le *P. hermaphroditus* les cellules polaires portent parfois des papilles non ramifiées ; elles y sont cependant toujours uniques.

b) Les ornementations du gynécée rudimentaire de la fleur mâle permettent aussi de distinguer facilement la nouvelle espèce des deux autres. Chez le *P. androcephalanthos* et le *P. hermaphroditus*, en effet, des arêtes cuticulaires longitudinales ornent la face externe de ce gynécée depuis la base jusqu'au sommet des styles, et aussi la face interne de la paroi ovarienne ; chez *P. kariangensis*, par contre, elles ne s'observent qu'au niveau des styles (fig. 38, 39).

c) La sclérification et la vascularisation de l'ovaire rudimentaire de la fleur mâle permettent aussi de reconnaître sans problème la nouvelle espèce. Une coupe transversale de la loge ovarienne montre chez elle un grand nombre de massifs de sclérenchyme, répartis plus ou moins sur trois cercles (fig. 22). A chaque massif de sclérenchyme est accolé intimement un faisceau conducteur où l'on distingue facilement un bois primaire, dont le protoxylème est toujours plus près du sclérenchyme que le métaxylème. Dans les deux premiers cercles, les unités sclérenchyme-faisceau conducteur sont orientées de manière que la partie conductrice fait généralement face à la loge ovarienne. Dans l'autre cercle, formé par les unités sclérenchyme-faisceau conducteur des fausses cloisons de la loge ovarienne, c'est le contraire qui a lieu. Deux des unités sclérenchyme-faisceau conducteur du deuxième cercle sont nettement plus grandes que toutes les autres, étant constituées par un plus grand nombre de fibres et de vaisseaux ; chacune d'elles forme en quelque sorte l'épine dorsale d'un carpelle. Seul le deuxième cercle d'unités sclérenchyme-faisceau conducteur s'observe au niveau des styles (fig. 21).

Chez le *P. androcephalanthos*, les massifs de sclérenchyme de l'ovaire rudimentaire sont très réduits, aussi bien en nombre qu'en ce qui concerne les fibres qui les constituent (fig. 32 : sur cette figure les faisceaux conducteurs ne sont pas représentés, n'ayant pas pu être discernés avec certitude sur les coupes). De plus, ils sont répartis sur un seul cercle. La réduction de ces massifs de sclérenchyme s'explique sans doute par la largeur modeste de cet ovaire par rapport à celui de la nouvelle espèce (comparer fig. 8 avec fig. 18).

Le *P. hermaphroditus* occupe une position intermédiaire. Les massifs de sclérenchyme

de son ovaire rudimentaire sont disposés vaguement sur trois cercles comme chez la nouvelle espèce. Cependant leur nombre ne dépasse guère une dizaine ; en outre, leurs fibres sont en nombre beaucoup plus faible. Cette double réduction s'explique aussi par la largeur modeste de cet ovaire par rapport à celui de la nouvelle espèce (comparer fig. 13 avec fig. 18).

A un autre point de vue, il est remarquable le fait que l'ovaire rudimentaire de la fleur mâle des espèces de la section *Martellidendron* est toujours 1-loculaire alors que sa drupe est 2-loculaire. L'ovaire fertile serait-il initialement 1-loculaire ? Il serait d'un grand intérêt de consacrer une étude approfondie du développement de l'ovaire fertile en fruit chez ces espèces.

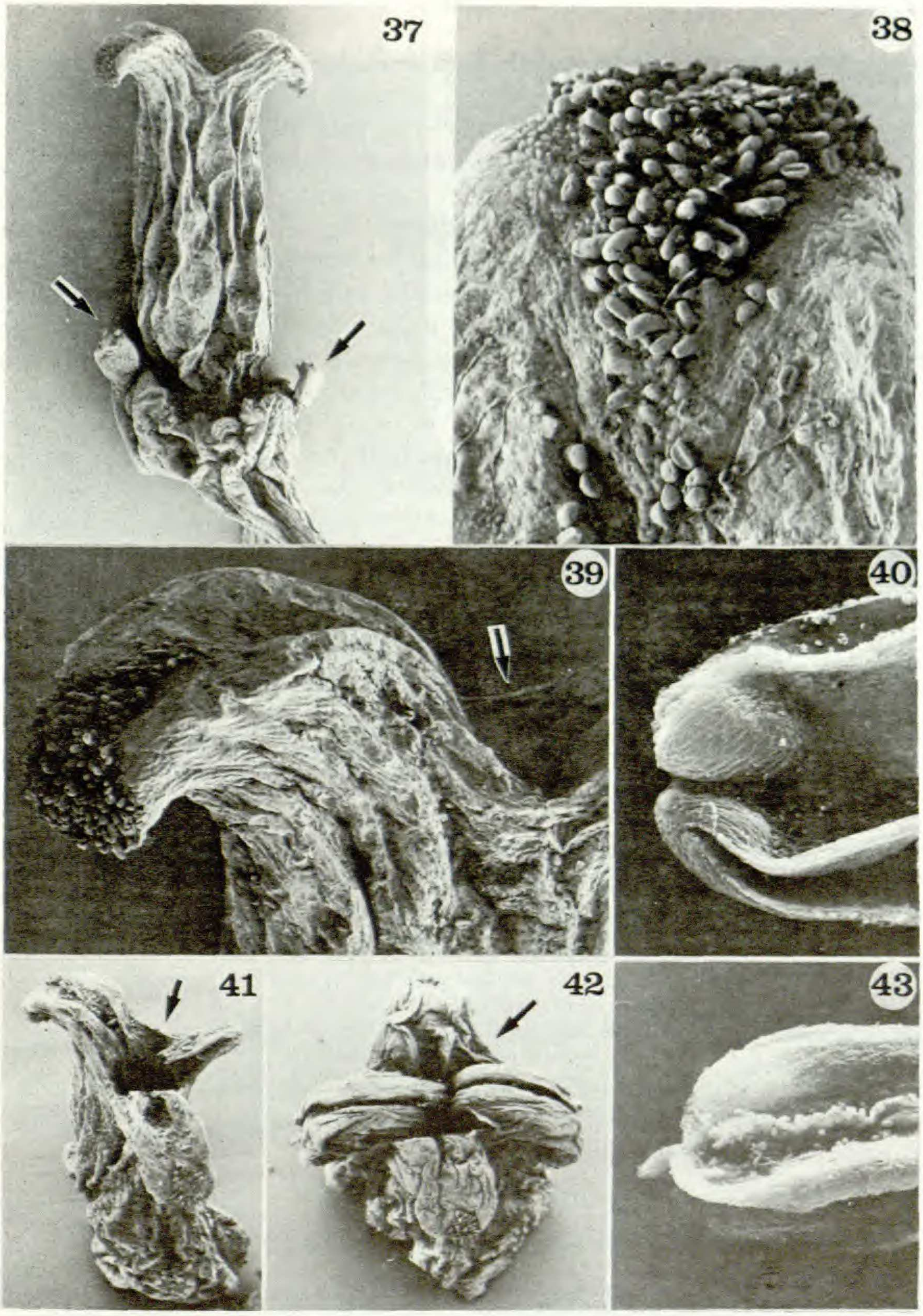
d) Les onglets staminoïdes de la colonne staminifère permettent aussi de distinguer la nouvelle espèce des deux autres. Ils y prennent en général une forme lancéolée (fig. 37 : considérer l'onglet staminoïde indiqué par la flèche gauche) et leurs arêtes cuticulaires y sont généralement, sinon presque exclusivement, transversales (fig. 44 et 46). Chez *P. androcephalanthos* et *P. hermaphroditus*, par contre, ils ont une forme de bâtonnets aplatis, assez semblables en cela à des filets staminaux séparés de leurs anthères, ce qui explique en partie pourquoi ils ont échappé à l'observation chez ces espèces. De plus, leurs arêtes cuticulaires sont généralement longitudinales chez le premier et exclusivement longitudinales (excepté les cellules latérales des stomates où elles sont transversales) chez le second. Si l'on considère à leur tour les grandes cellules raphidophores dans ces onglets staminoïdes, le *P. hermaphroditus* se distingue clairement des deux autres espèces par leur abondance : elles y forment en effet 3-4 rangées le long de l'axe de l'onglet staminoïde et chacune d'elles en compte plusieurs. Chez *P. androcephalanthos*, elles sont généralement au nombre de trois ou quatre, parfois moins, toujours disposées en une seule rangée. Chez la nouvelle espèce, elles sont à peu près au même nombre mais peuvent être disposées en une, deux ou trois rangées.

e) Les filets staminaux aussi, permettent de distinguer assez facilement la nouvelle espèce des deux autres. Chez *P. androcephalanthos*, en effet, ils ont des stomates à la partie supérieure. Chez *P. hermaphroditus*, ils en sont totalement dépourvus, mais présentent de curieuses boursoufflures qui sont des gonflements de l'épiderme, détaché des tissus inférieurs sans doute à la suite d'une croissance démesurée de ses cellules en ces niveaux et délimitant ainsi des poches d'air parfois énormes entre lui et ces tissus. Chez la nouvelle espèce, ils ne présentent ni stomates ni ces boursoufflures.

f) Enfin, bien qu'elle ne concerne pas la nouvelle espèce, notons que la sclérification du mucron de l'anthère — phénomène qui résulte d'une extension de l'assise mécanique des sacs polliniques — permet de distinguer facilement *P. hermaphroditus* et *P. androcephalanthos*. Chez le premier, l'assise mécanique s'étend au mucron jusqu'à son point terminal (fig. 29) : ce mode de sclérification du mucron de l'anthère semble général dans le genre *Pandanus*. Chez le second, elle se limite à la moitié inférieure du mucron (fig. 28).

III. Position taxonomique de la nouvelle espèce

Les différences macromorphologiques et micromorphologiques décrites dans les alinéas precédents entre la nouvelle espèce et les autres membres de la section *Martellidendron* montrent bien qu'elle est une espèce distincte. Certaines d'entre elles paraissent si fonda-



Pl. 5 (*MeB*). — **37-42 : Pandanus kariangensis** Huynh (*Decary 5655*) ; **43 : P. hermaphroditus** Martelli (*Perrier 11010*). — **37**, fleur mâle dépouillée des étamines × 23 (les flèches indiquent deux onglets staminoïdes, papillifères à l'apex) ; **38**, apex de style × 198 ; **39**, partie supérieure de gynécée × 100 (la flèche indique une « membrane » interstylaire) ; **40**, **43**, apex d'anthères vues par la face ventrale × 52 et × 66 ; **41**, gynécée rudimentaire à 3 styles × 33 (la flèche indique une « membrane » interstylaire ; le petit style n'a pas de stigmate) ; **42**, gynécée rudimentaire à 4 styles × 26 (la flèche indique une « membrane » interstylaire).

mentales qu'elles indiquent même qu'elle forme un groupe à part : colonne staminifère à apex cupuliforme ; anthères rétuses ; styles du gynécée rudimentaire soudés à la base par une « membrane » non vasculaire et non fibreuse ; tapis papillaire du stigmate du gynécée rudimentaire confiné à la face supérieure de l'apex du style ; feuille flexible ; appareil stomatique de la face abaxiale de la feuille pourvu de cellules polaires à trois papilles toutes non ramifiées. En particulier, les anthères rétuses (fig. 40), qui sont rares dans le genre *Pandanus* et font vraisemblablement défaut chez les autres espèces africaines — du moins chez celles dont la fleur mâle est connue —, semblent pouvoir lui conférer même un rang de section. Toutefois, étant donné le fait que dans le sous-genre *Martellidendron*, où doit être sa place, la nouvelle espèce montre visiblement beaucoup d'affinité taxonomique avec *P. androcephalanthos*, *P. hermaphroditus* et *P. cruciatus* (sect. *Martellidendron*), d'ailleurs malgaches comme elle, en raison surtout de sa fleur mâle, et vraisemblablement peu d'affinité taxonomique avec le seychelléen *P. hornei* Balf. f. (sect. *Seychellea*), du moins dans l'état actuel de nos connaissances — ces quatre espèces formant jusqu'ici à elles seules ce sous-genre (Stone, 1974 *a*) —, un rang de section pour elle pourrait masquer sa parenté étroite avec ces espèces malgaches. C'est cette considération surtout qui nous conduit à la maintenir dans la section *Martellidendron* en lui conférant un rang de sous-section, sans même attendre la découverte de son appareil femelle (car dans cette section, l'appareil femelle varie très peu en comparaison avec l'appareil mâle, du moins jusqu'à présent).

Pandanus sect. **Martellidendron** subsect. **Retusiflora** Huynh, *subsect. nov.*

A subsectione typica (cujus species typica P. androcephalanthos Martelli *est) columnæ staminiferæ apice cupuliformi ; antheris retusis, nunquam mucronatis ; staminum filamentis apice dilatatis ; ovarii rudimentarii pariete sine cristis cuticularibus longitudinalibus, non solum in superficie externa, sed etiam interna ; gynoecii rudimentarii stylis apicem versus curvatis, sub angulo obtuso divergentibus, basi « membrana » tenui non vasculari non fibrosa concatenatis ; stigmatis papillis tantum in superficie supera apicis stylorum sitis ; columnæ staminiferæ unguibus staminoidibus generaliter lanceolatis ; foliis flexibilibus* [1] *; cellulis polaribus stomatum superficiei abaxialis foliorum tribus papillis omnibus simplicibus præditis, differt.*

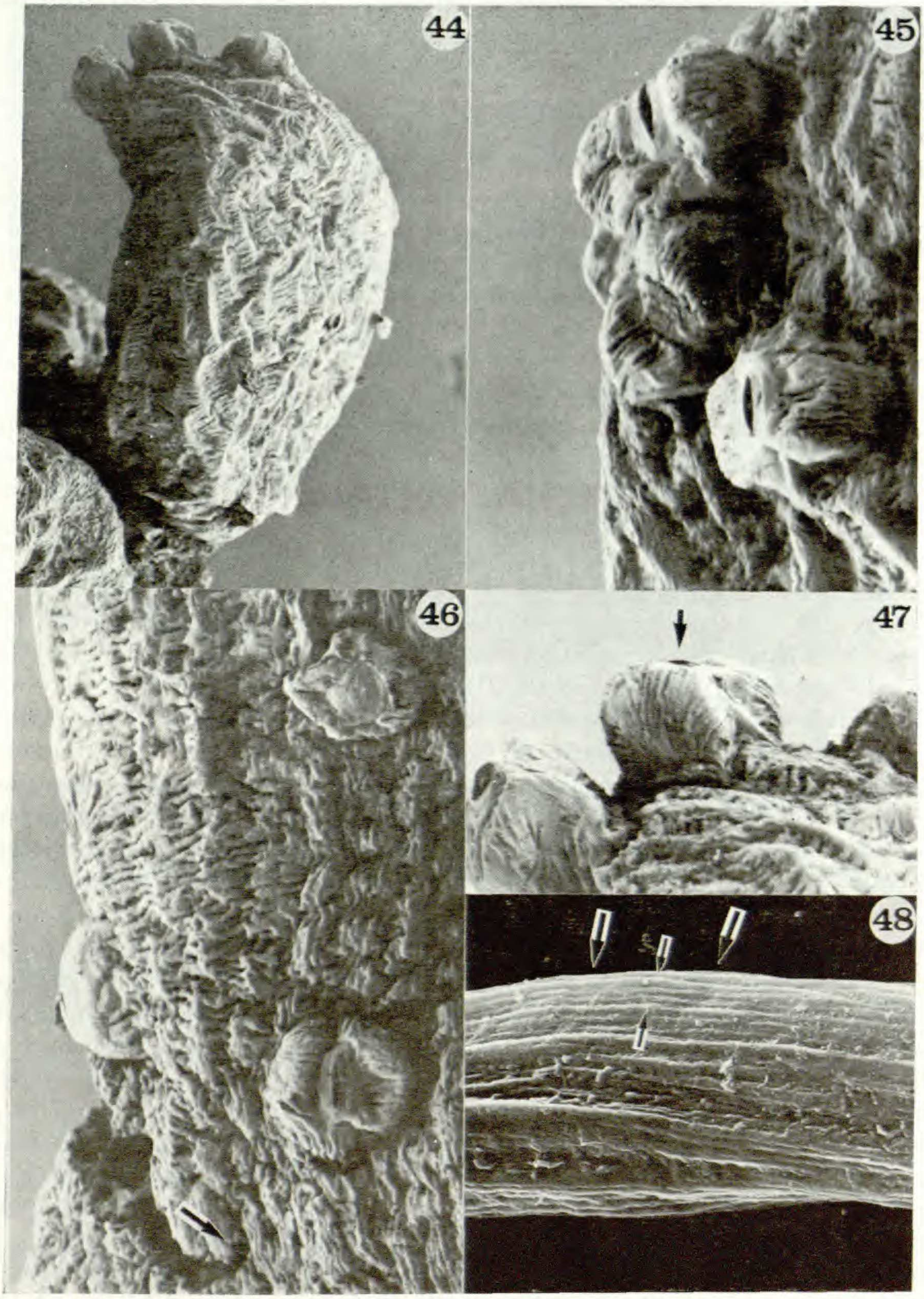
Species typica : *Pandanus kariangensis* Huynh.

L'appellation « Retusiflora » donnée au nouveau groupe fait allusion au caractère rétus de l'anthère des étamines.

NOTES DIVERSES

La coupe d'un grain de pollen de la nouvelle espèce, perpendiculaire à son grand axe en son point médian, donne une figure assez semblable à un triangle isocèle à côtés égaux plus ou moins perpendiculaires l'un à l'autre et à base en forme d'arc (fig. 31). Ce fait semble indiquer que les deux grandes faces dans lesquelles se trouvent les deux côtés égaux de

1. Ce caractère distinctif reste à vérifier chez *P. hermaphroditus*.

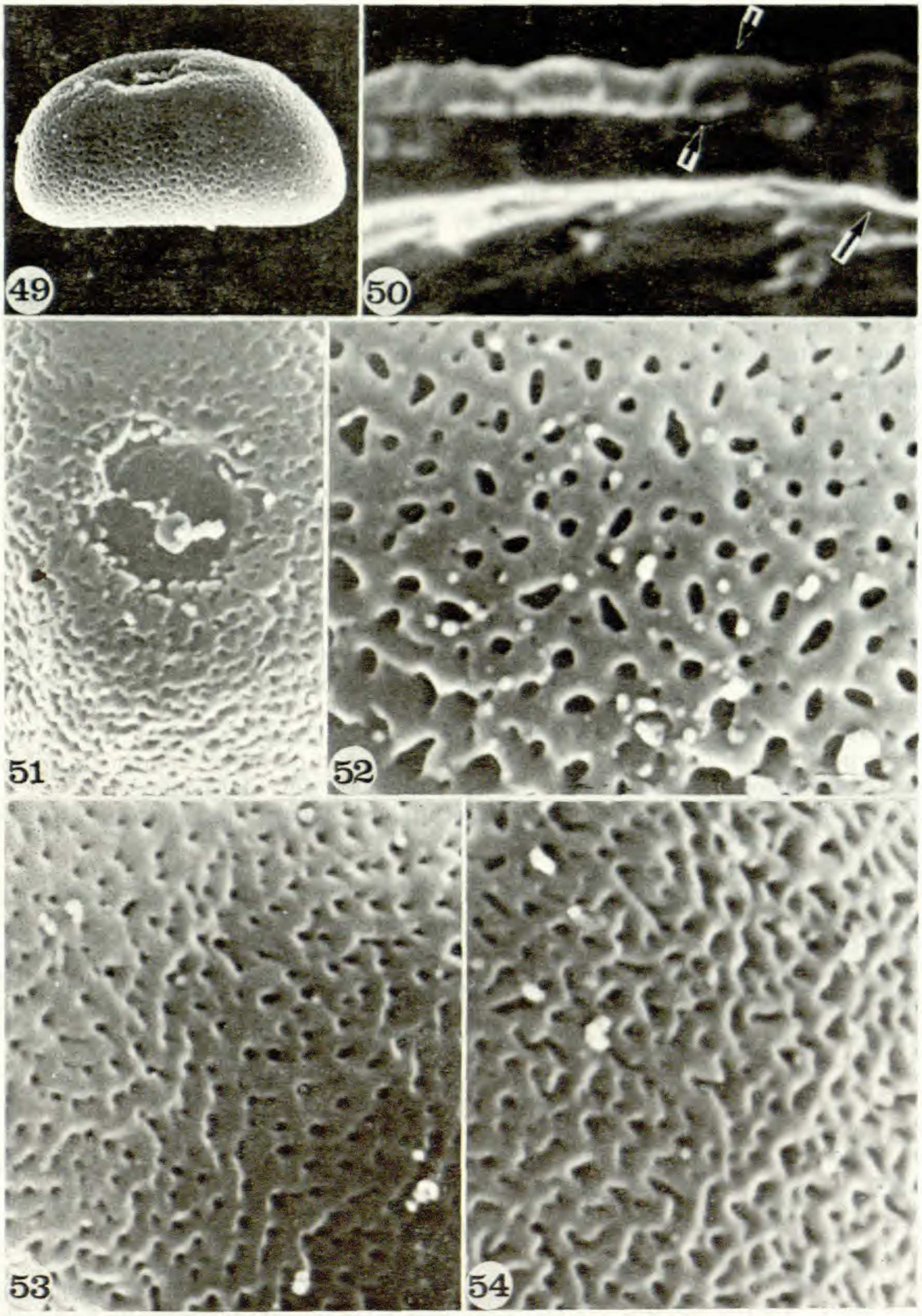


Pl. 6 (*MeB*). — **Pandanus kariangensis** Huynh (*Decary 5655*) : **44**, détail d'un onglet staminoïde × 233 ; **45**, fraction d'onglet staminoïde × 744 ; **46**, fraction basale d'un onglet staminoïde × 491 (la flèche indique son niveau d'insertion à la colonne staminifère) ; **47**, partie apicale d'un onglet staminoïde × 600 (la flèche indique un ostiole) ; **48**, filet staminal × 233 (une cellule épidermique est délimitée par les deux petites flèches qui indiquent ses parois longitudinales, et par les prolongements des autres flèches qui permettent de situer ses parois transversales).

ce triangle forment ensemble la face proximale du pollen, c'est-à-dire la face que la tétraspore a orientée vers le centre de la tétrade post-méiotique (comparer le grain de pollen sur cette figure avec les microspores p. ex. des fig. 1-F et 1-N *in* Huynh, 1976 : ces deux figures représentent respectivement une tétrade de microspores d'*Allium schœnoprasum* L. et une tétrade de microspores de *Tradescantia virginiana* L., qui ont tous les deux un grain de pollen semblable à celui de la nouvelle espèce en ce sens qu'il est aussi 1-aperturé et de forme allongée). En conséquence, la face en forme d'arc de ce triangle isocèle est la face distale et le plan qui la sépare de la face proximale est le plan équatorial. Chez la nouvelle espèce, chaque fois que le grain de pollen se présente par une petite face (fig. 31), le pore est situé près du plan équatorial ainsi défini.

D'autre part, en *MeB*, les coupes de pollen acétolysé, telles qu'elles sont observées sur des moitiés de grains de pollen coupés au microtome ordinaire, montrent chez plusieurs espèces de *Pandanus* une paroi formée de trois couches (fig. 50) : un tectum (flèche descendante), un infratectum columellaire, et une nexine (flèche ascendante supérieure) (terminologie selon résolutions adoptées au Colloque international de Paris en 1975 : Bull. Soc. bot. Fr. 122 : 85-87). Chez la nouvelle espèce et certaines autres, on observe en outre des lignes de crête à la face interne de l'exine (l'une d'elles est indiquée sur la fig. 50 par la flèche ascendante inférieure).

Quelques remarques semblent utiles concernant les onglets staminoïdes de la colonne staminifère de la section *Martellidendron.* D'abord, ils sont papillifères et les papilles sont des stomates surélevés par rapport à la surface de l'épiderme en sorte que la chambre sous-stomatique est au-dessus de celle-ci (fig. 33 et 44-47 : sur la fig. 44 ces stomates papilliformes sont au nombre de trois à l'apex de l'onglet staminoïde ; il y en a aussi trois sur la fig. 45 ; sur la fig. 46 un seul est visible à gauche). De tels stomates sont très peu fréquents — pour ne pas dire rares ou uniques — parmi les plantes à chlorophylle. C'est chez la nouvelle espèce que ces papilles sont les plus proéminentes (fig. 44). En deuxième lieu, comme il est dit dans un paragraphe précédent, ces onglets varient d'une espèce à l'autre en ce qui concerne l'orientation transversale ou longitudinale de leurs arêtes cuticulaires, ce qui permet de les distinguer. Malgré cette variation, ces arêtes sont toujours transversales sur les cellules latérales des stomates. En troisième lieu, sur les cellules de garde de ces stomates, les arêtes cuticulaires font toujours défaut (fig. 45-46). Cette absence semble destinée à conserver à ces cellules leur élasticité, nécessaire à la régulation de la transpiration dans les onglets staminoïdes. Enfin, l'origine staminale de ces onglets est révélée chez le *P. hermaphroditus* sur certaines étamines qui ont une structure intermédiaire entre eux et les étamines normales. Ces étamines particulières consistent en un long bâtonnet pourvu dans la moitié supérieure de grandes et très abondantes cellules raphidophores — caractéristique des onglets staminoïdes chez cette espèce — et portant à un niveau un peu au-dessous de l'apex un sac stérile qui n'est autre que l'anthère avortée. (Ce fait semble donc permettre de considérer ces onglets comme ayant une nature réellement staminale malgré une absence quasi totale de vascularisation, et de les appeler, en conséquence, « staminodes » chez les espèces de la section *Martellidendron*). Sous ce rapport, on peut relever un fait assez insolite chez la nouvelle espèce : des onglets staminoïdes, semblables en tous points aux onglets staminoïdes des colonnes staminifères, s'observent isolés sur le rachis de l'épi mâle, totalement



Pl. 7 (*MeB*). — **49-52** : **Pandanus kariangensis** Huynh (*Decary 5655*) ; **53** : **P. androcephalanthos** Martelli (*Perrier 10936*) ; **54 : P. hermaphroditus** Martelli (*Perrier 11010*). — **49**, grain de pollen × 2176 ; **50**, coupe de sporoderme × 23255 (les flèches indiquent respectivement, de haut en bas, le tectum, la nexine, et une ligne de crête de la face interne de l'exine) ; **51**, aperture × 5666 ; **52-54**, surfaces polliniques × 11336.

séparés des colonnes staminifères environnantes. Ils seraient donc des étamines isolées qui ont totalement perdu leur fonction et leur morphologie initiales. Cette interprétation est vraisemblable, car des étamines isolées ont été observées chez certaines espèces de *Pandanus* où les étamines étaient généralement rassemblées en colonnes (cas p. ex. du *P. boivinii* Solms-Laub. : Huynh, 1978 : 459).

PARTIE TECHNIQUE

Pour étudier l'anatomie du gynécée rudimentaire et des onglets staminoïdes de la colonne staminifère, de même que pour observer leurs arêtes cuticulaires comme celles des filets staminaux, le matériel sec a été humecté à l'eau chaude pendant 3 heures, puis fixé au Nawashine, inclus dans la paraffine, coupé au microtome, et coloré dans une solution alcoolique de safranine.

L'étude de l'assise mécanique dans l'anthère, l'observation des stomates papilliformes et des arêtes cuticulaires des onglets staminoïdes, de même que la mise en évidence d'une présence ou d'une absence de stomates sur la paroi de l'anthère et sur les filets staminaux, ont été rendues possibles ou grandement facilitées par un séjour d'une nuit dans l'acide lactique à 60° C du matériel sec préalablement humecté à l'eau chaude. Cette méthode d'éclaircissement a permis aussi d'étudier la vascularisation, notamment sur les étamines et sur les onglets staminoïdes de la colonne staminifère.

Pour l'étude en *MeB*, des gynécées rudimentaires, des onglets staminoïdes et des étamines ont été humectés à l'eau bouillante pendant 5 minutes, puis soumis pendant 3 jours à un agitateur maintenu à 35° C afin d'enlever les grains de pollen déposés sur leurs parois. Le matériel a été ensuite soumis à un traitement au point critique du dioxyde de carbone, puis recouvert d'une couche d'or d'environ 300 Å (technique du « sputtering »), et observé avec un microscope électronique à balayage du type Philips PSEM 500. En ce qui concerne le pollen, il a été acétolysé au préalable ; une partie du pollen acétolysé a été incluse dans la paraffine, coupée au microtome ordinaire (pour l'observation de la structure du sporoderme), puis déparaffinée.

Enfin, les techniques d'étude de la micromorphologie foliaire des *Pandanus* ont été décrites *in* Huynh (1974 : 195-197).

Remerciements : Ce travail n'aurait pas été possible sans les échantillons prêtés par le Laboratoire de Phanérogamie du Muséum de Paris dont nous remercions le Directeur, Pr. J.-F. Leroy, ainsi que N. Hallé (responsable de l'herbier) et A. Le Thomas (chargée du Service palynologique). Les observations en microscopie électronique à balayage ont été faites à l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel (directeur Pr. A. Aeschlimann ; E. Hess, F. Thonney et M. Vlimant).

BIBLIOGRAPHIE

Asplund, I., 1973. — Embryological studies in the genus Sparganium. *Svensk bot. Tidskr.* 67 : 177-200.

Guillaumet, J.-L., 1973. — Formes et développement des « Pandanus » malgaches. *Webbia* 28 : 495-519.

Huynh, K.-L., 1974. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre Pandanus I. Aperçu général sur les caractères micromorphologiques de la feuille du genre Pandanus et leur valeur taxonomique. *Bot. Jahrb.* 94 : 190-256.

Huynh, K.-L., 1976. — Arrangement of some monosulcate, disulcate, trisulcate, dicolpate, and tricolpate pollen types in the tetrads, and some aspects of evolution in the Angiosperms. *Linn. Soc. Symp. Ser.*, vol. 1 (The evolutionary significance of the exine : ed. I. K. Ferguson & J. Muller) : 101-124.

Huynh, K.-L., 1978 (« 1977 »). — L'appareil mâle de quelques Pandanus du sous-genre Vinsonia (Pandanaceæ) et sa signification taxonomique, phylogénique et évolutive. *Beitr. Biol. Pflanzen* 53 : 447-471.

Huynh, K.-L., 1979. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre Pandanus V. P. subg. Vinsonia et P. subg. Martellidendron 1. Partie systématique. *Bot. Jahrb.* 100 : 321-371.

Huynh, K.-L., 1980. — La morphologie du pollen de Pandanus subg. Vinsonia (Pandanaceæ) et sa signification taxonomique. *Pollen et Spores* 22 : 173-189.

Martelli, U. & Pichi-Sermolli, R., 1951. — Les Pandanacées récoltées par Henri Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, ser. B, Biol. Vég., 3 (1) : 1-174.

Stone, B. C., 1970. — New and critical species of « Pandanus » from Madagascar. *Webbia* 24 : 579-618.

Stone, B. C., 1974 *a*. — Towards an improved infrageneric classification in Pandanus (Pandanaceæ). *Bot. Jahrb.* 94 : 459-540.

Stone, B. C., 1974 *b*. — New and noteworthy Pandanus (Pandanaceæ) from Madagascar collected by J.-L. Guillaumet and G. Cremers. *Adansonia*, ser. 2, 14 : 543-552.

Vaughan, R. E. & Wiehe, P. O., 1953. — The genus Pandanus in the Mascarene Islands. *J. Linn. Soc., Bot.*, 55 : 1-32.